Über drei Flügelmutanten bei der Gattung Drosophila

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

Von

Gustav Franke
aus Meiningen

Tag der mündlichen Prüfung: 20. 7. 1933

Tag der Promotion: 14. 10. 1933

Dr. Emil Ebering, Berlin NW 7, Mittelstraße 29.

596

Referenten: Professor Dr. Richard Hesse
Professor Dr. Paula Hertwig

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meiner lieben Frau

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533918_0044

Inhalt.

Seite

Einleitung und Vorbemerkung über „roof"-Haltung der Flügel bei Drosophila . . . . . 7—13

Erster Hauptteil: „roof" bei D.melanogaster . . . 14—31

A. Herkunft der Mutante.
B. Beschreibung und Verhalten der Mutante.
a) Flügelhaltung.
b) Flugunfähigkeit.
c) Teilweise Dominanz.
C. Lokalisation.

Zweiter Hauptteil: „hängende Flügel" bei D.melanogaster 32—37

A. Herkunft der Mutante.
B. Beschreibung und Verhalten der Mutante.
a) Flügelhaltung.
b) Flugunfähigkeit.
c) Teilweise Dominanz.
C. Lokalisation.

Dritter Hauptteil: „roof" bei D.simulans . . . . 37—45

A. Herkunft der Mutante.
B. Beschreibung und Verhalten der Mutante.
a) Flügelhaltung.
b) Flugunfähigkeit.
c) Teilweise Dominanz.
C. Lokalisation.

Zusammenfassung 45

Literatur 46

Gegenstand dieser Arbeit sind drei Flügelmutanten der Gattung Drosophila. Zwei von ihnen gehören Drosophila melanogaster, die dritte Drosophila simulans an. Das gemeinsame Kennzeichen der drei Mutanten ist einmal der Mangel der Flugfähigkeit und dann die von der normalen horizontalen Haltung abweichende Flügelstellung. In der typischen Ausbildung sind nämlich bei allen drei Mutanten die Flügel seitlich schräg abwärts gerichtet, so daß sie eine Art Dach bilden.

Der gleiche Phänotyp ist, jedenfalls für Drosophila melanogaster, in der Literatur bereits zweimal von Bridges beschrieben. In „The Genetics of Drosophila" von Morgan, Bridges und Sturtevant, 1925, findet sich auf Seite 233 folgende kurze Notiz: „roof II, 79+ (U). Wings slope sharply at sides. Discarded".

Nach dieser sonst unveröffentlichten Analyse handelt es sich also um ein im zweiten Chromosom in der Nachbarschaft des Locus 79 gelegenes Gen, das ein seitliches Abgleiten der Flügel verursacht und somit die Bezeichnung „roof" = Dach rechtfertigt. Die Mutante ist nicht weitergeführt worden. —

Die andere von Bridges analysierte Mutante ist an der gleichen Stelle durch folgende Angaben charakterisiert:

„Roof-c, Rfc III, to left of se. Wings slope to sides. Lost."

Hiernach und nach den etwas ausführlicheren Angaben in „The third-chromosome group of mutant characters of Drosophila melanogaster", 1923, von Bridges und Morgan handelt es sich in diesem Falle um eine im ersten Viertel des dritten Chromosoms gelegene Dominante, die ebenfalls eine dachförmige Flügelstellung hervorruft. Auch diese Mutante ist indessen vorloren gegangen.

Die Flügel sind bei Drosophila normalerweise horizontal gestellt, und zwar laufen die Längsachsen beider Flügel ein-

ander parallel. Abweichungen hiervon kommen aber gar nicht so selten vor, auch wenn eine genetische Ursache hierfür nicht gegeben ist. Zunächst stellt Sturtevant dies inbezug auf die Richtung der Längsachsen beider Flügel fest. In „The Genetics of Drosophila simulans", 1929, findet sich bei Beschreibung des Merkmals „spread" die Bemerkung, daß „ähnlich ausgebreitete Flügel zeitweilig in fast jedem Drosophila-Stamm auftreten." Aber auch aus ihrer gemeinsamen Horizontalebene werden die Flügel aus äußeren Ursachen, z. B. durch starke Narkose, oft genug abgelenkt.

Narkose-roof.

Die Bezeichnung „roof" muß im Rahmen dieser Arbeit in einem erweiterten Sinne gebraucht werden. Die im ersten und im dritten Hauptteil dieser Arbeit analysierten Faktoren, die den Phänotyp „roof" im Sinne von Bridges hervorrufen, äußern sich nämlich auch in einer Aufwärtsstellung der Flügel. Eine solche Aufwärtsstellung aber ist bei normalflügeligen Fliegen oft in der Äthernarkose zu beobachten. Werden die Fliegen stark narkotisiert, so beobachtet man, wie in zunehmendem Maße die Flügel nach oben umschlagen, so daß sie ungefähr einander parallel senkrecht emporstehen. Hält die Narkose lange und stark genug an, so nehmen schließlich sämtliche Fliegen diese Flügelhaltung an. In jedem Falle geht diese Haltung dem Narkosetod voran. Werden die Fliegen unmittelbar nach der Aufrichtung der Flügel aus der Ätheratmosphäre herausgebracht, so erholen sie sich in der Regel wieder. Die anormale Flügelhaltung wird aber noch einige Zeit beibehalten, in einzelnen Fällen sogar dauernd.

Hunger-roof.

Aber auch andere Ursachen können roof-Haltung der Flügel herbeiführen. So konnte Nahrungs- bezw. Feuchtigkeitsmangel als Ursache für Abwärtsstellung der Flügel sehr wahrscheinlich gemacht werden. Bringt man Fliegen in leere, trockene Gefäße, so schrumpft das Abdomen allmählich stark zusammen, und die Flügel nehmen dann, wenn auch nicht regelmäßig, eine

roofähnliche Haltung ein. Diese verschwindet aber wieder in kürzester Zeit, sobald infolge Nahrungsaufnahme das Abdomen seinen normalen Umfang wiedererlangt hat.

Akzidentelles „roof" in Wild-Kulturen.

Gelegentlich wurde in einer Wild-Kultur ein Männchen mit senkrecht emporgerichteten Flügeln beobachtet. Da mit der Möglichkeit gerechnet werden konnte, daß dieses Männchen nach „roof" mutiert sei, so wurde es sowohl mit einem Weibchen „roof" als auch mit einem Weibchen „wild" gepaart. In beiden Fällen war die F_1 phänotypisch wild. In dem zweiten Falle wurde auch noch die F_2 gezogen mit dem Ergebnis, daß auch diese rein wild war. Hieraus konnte der Schluß gezogen werden, daß das P-Männchen trotz der roof-Haltung seiner Flügel genotypisch wild gewesen war.

Im Anschluß hieran war die nächste Aufgabe, festzustellen, ob auch sonst das roof-Merkmal in reinen wild-Kulturen auftrete, und in welchem Maße. Zu diesem Zwecke wurden im Laufe des Winters 1931/32 die Nachkommenschaften von 16 Weibchen, die in Einzelkulturen gezogen wurden, untersucht, und zwar wurden, um auch gleich einen eventuellen Einfluß der Kulturbedingungen zu erfassen, sieben Kulturen bei 25° C gezogen, neun bei Zimmertemperatur. Bei dieser Versuchsreihe wurde so verfahren, daß die geschlüpften Tiere von Tag zu Tag ohne vorherige Narkose aus dem Kulturgefäß herausgeschüttet und zunächst einige Zeit isoliert wurden. Diese Maßnahme ist notwendig, damit bei den frisch geschlüpften Tieren die Flügel zur Entfaltung kommen*. Die Durchmusterung wurde dann nach 4 bis 5 Stunden oder am folgenden Tage vorgenommen.

Die sieben bei 25° gezogenen Kulturen lieferten insgesamt 2281 Tiere, von denen keines eine zweifelsfreie roof-Haltung der Flügel zeigte.

Die neun bei Zimmertemperatur gezogenen Kulturen lieferten 2624 Tiere. Hier trat in zwei Kulturen je 1 Männchen

*) Die Äthernarkose hat bei frischgeschlüpften Fliegen oft zur Folge, daß die Flügel nicht entfaltet werden.

mit senkrecht emporgerichteten Flügeln auf. Beide Männchen waren bei der Auszählung zwischen 24 und 48 Stunden alt.

Es war nun ferner die Frage zu prüfen, ob das roof-Merkmal bei zunehmendem Alter der Fliegen in stärkerem Maße auftrete. Zu diesem Zwecke wurden aus einer wild-Kultur 316 Tiere isoliert, um während eines längeren Zeitabschnittes beobachtet zu werden. Die Tiere wurden alle zwei Tage bei leichter Narkose durchmustert. Das erste roof-Männchen wurde festgestellt nach vier Tagen (bei der dritten Narkose). Nach acht Tagen, bei der fünften Narkose, wurden zwei weitere Männchen mit emporgerichteten Flügeln angetroffen. Nach 14 Tagen traten 1 Weibchen und 2 Männchen, nach 20 Tagen nochmals 3 Männchen mit roof-Merkmal auf. Da die Anzahl der Fliegen jetzt auf 142 zusammengeschrumpft war, so wurden diese auf 10 kleine Gefäße verteilt, deren jedes durchschnittlich 14 Tiere enthielt. Auf diese Weise wurde die weitere Beobachtung ohne Narkose ermöglicht. Am folgenden Tage, also dem 22. Tage der Beobachtung, waren wieder bei einem Männchen die Flügel emporgestellt. Weitere Ausnahmen konnten aber nicht festgestellt werden. Die Beobachtung wurde daher am 35. Tage eingestellt; es waren an diesem Tage noch 87 Fliegen am Leben, die sämtlich normale Flügelhaltung hatten.

Die Fliegen, bei denen roof-Haltung sich eingestellt hatte, sind sämtlich noch eine Woche lang beobachtet worden. Es waren insgesamt 10 Tiere, und zwar 1 Weibchen und 9 Männchen. Bei vier Männchen und dem Weibchen war am folgenden Tage das Merkmal wieder verschwunden, ohne wieder aufzutreten; die übrigen 5 Männchen dagegen hatten das Merkmal noch in unveränderter Ausbildung, als nach 7 Tagen die Beobachtung eingestellt wurde.

Aus dieser Versuchsreihe geht hervor, daß das Auftreten des roof-Merkmals in wild-Kulturen nicht als Alterserscheinung angesprochen werden darf. Als Ursache der verhältnismäßigen Häufigkeit (etwa 3%) gerade bei der hier angewandten Untersuchungsmethode dürfte viel eher die häufige Narkotisierung anzusehen sein, der die Tiere unterworfen wurden. Es wurden zwar nur leichte Narkosen gegeben; aber die ständige Wieder-

holung mag wohl in ähnlicher Weise wirken, wie es von starken Narkosen her bekannt ist.

Diese Auffassung findet eine Stütze durch folgende Tatsachen: Wild-Fliegen wurden zur Prüfung des Alterseinflusses auf die Ausbildung des roof-Merkmals ohne vorherige Narkose bzw. Auszählung isoliert. Alle 10 bis 12 Tage wurden die Tiere in andere Kulturgefäße umgeschüttet, um eine Verfälschung des Ergebnisses durch eine etwa schon zur Entwicklung gelangte neue Generation zu verhüten. Auf diese Weise war für alle Fliegen das Mindestalter bekannt. Die erste Auszählung ergab 445 Fliegen mit einem Mindestalter von 33 Tagen, darunter 1 Männchen mit hochgestellten Flügeln. Die Gesamtheit der Auszählungen gibt folgende Übersicht an:

Mindest-alter	Anzahl der Fliegen	Anzahl von roof
33 Tage	445	1
41 Tage	266	0
47 Tage	412	0
53 Tage	119	0
	1242	1

Mithin ergibt sich, daß Aufrechtstellung der Flügel bei wild-Kulturen wohl vorkommt, daß sie aber außerordentlich selten ist. Sie als Alterserscheinung zu deuten, liegt kein hinreichender Grund vor. Auch Äthernarkose kann nicht als ausschließliche Ursache angenommen werden, da zum mindesten das erste der zur Beobachtung gelangten Tiere bei seiner Entdeckung noch keine Narkose erlebt hatte. In keinem der beobachteten Fälle hatten übrigens die Flügel diejenige Haltung, welche überhaupt die Bezeichnung „roof" rechtfertigt, nämlich dachförmig nach unten; in allen Fällen waren sie vielmehr emporgerichtet.

Bei der geringen Zahl der überhaupt festgestellten Fälle kann übrigens ohnehin nicht erwartet werden, daß diese sich gleichmäßig auf beide Geschlechter verteilen. Es ist daher am wahrscheinlichsten, daß es sich hier um ein Zufallsergebnis handelt.

Roof nach Verletzungen.

Plötzliches Aufwärtsrichten der Flügel konnte wiederholt bei Fliegen festgestellt werden, die bei der Beobachtung durch die Lupe versehentlich mit der Pinzette verletzt wurden. In der Regel bleibt in solchen Fällen die roof-Haltung dauernd erhalten. In einigen Fällen machte sie allerdings bald nach dem Erwachen aus der Narkose der Normalhaltung wieder Platz. Es hängt dies offenbar von der Art und Schwere der Verletzung ab.

Hier ist nun vielleicht auch die Möglichkeit einer Erklärung gegeben für das gelegentliche Vorkommen der Aufwärtshaltung der Flügel bei wild-Fliegen. Solche Fliegen mögen sich vielleicht auch eine irgendwie geartete Verletzung zugezogen haben, die auf die Flügelhaltung Einfluß nimmt, indem sie etwa eine Quetschung der Muskulatur oder eine Änderung der Inserierung oder eine Beinflussung der Innervation herbeiführt.

Roof in einer $\frac{\text{Lobe}}{\text{Curly}}$ Kultur.

Der Faktor „Lobe“ ist eine im zweiten Chromosom liegende Dominante, die eine Verkrüppelung der Augen bedingt; „Curly“, ebenfalls eine Dominante des zweiten Chromosoms, führt eine Aufrollung der Flügel nach oben herbei. Bemerkenswert ist, daß der Faktor Curly oder ein mit ihm gekoppelter Faktor einen Austausch im zweiten Chromosom verhindert. (Vgl. Lenore Ward: „The Genetics ob Curly Wing in Drosophila“, in „Genetics“ 8, Mai 1923, S. 287.) Lobe sowohl wie Curly ist im homozygoten Zustande letal. Die heterozygote Kombination $\frac{\text{Lobe}}{\text{Curly}}\ \frac{(L)}{(Cy)}$ stellt daher einen ausbalanzierten Stamm dar, der in seiner Konstitution konstant bleibt, da die Homozygoten $\frac{L}{L}$ bezw. $\frac{Cy}{Cy}$ nicht zur Entwicklung gelangen.

In einer L/Cy-Stammkultur konnte eines Tages schon mit bloßem Auge eine ganze Anzahl von Fliegen beobachtet werden, die wohl das Flügelmerkmal Curly (Cy), nicht aber das Augen-

merkmal Lobe (L) hatten, und ebenso Tiere mit L, aber ohne Cy. Die Kultur enthielt also die drei Typen L/Cy, L und Cy. Zwei Auszählungen hatten folgendes Ergebnis:

L/Cy	♀ Cy	♂	♀ L	♂
94	16	12	0	4
69	13	13	1	4

Als Ursache für das unerwartete Auftreten der Cy-Tiere einerseits, der L-Tiere andererseits kann wohl ein außergewöhnlicher Austausch, d. h. ein Versagen des mit Cy verbundenen Austauschverhinderers angenommen werden. (Vgl. Ward, S. 293.) Ein solcher Austausch, falls er auftritt, müßte jedenfalls allmählich zu einer Verunreinigung einer sonst homogenen L/Cy-Kultur führen. Das Wesentliche in diesem Zusammenhang ist indessen, daß eines der bei der zweiten Auszählung gefundenen L-Männchen die Flügel abwärts gerichtet, also eine typische Roof-Haltung hatte. Zur weiteren Aufklärung wurde dieses Männchen mit einem Weibchen L/Cy und einem Weibchen wild zusammengebracht. Beide Weibchen sind aber unbefruchtet geblieben. Eine Entscheidung, ob das Männchen steril war, ist nicht möglich, da es vorzeitig starb.

Gleichzeitig wurde die Kultur auf das Vorkommen von roof-Haltung der Flügel weiterhin durchmustert. Dabei wurde ein Männchen gefunden, das weder Lobe noch Curly war, aber die gleiche typische roof-Haltung hatte wie das oben beschriebene Männchen. Es wurde mit zwei Weibchen „wild" gepaart. Die hieraus hervorgegangene F_1 spaltete nun auf in wild und Curly im Verhältnis 1:1. Hieraus geht hervor, daß das P-Männchen trotz der roof-Haltung seiner Flügel genotypisch Curly war. Es sei in diesem Zusammenhange darauf hingewiesen, daß Ward (S. 278) in alten, trockenen Kulturgefäßen Cy-Tiere gefunden hat, die phänotypisch wild waren. Normale Flügelhaltung aber kann ja, wie oben dargelegt, gelegentlich auch in roof-Haltung übergehen.

Für die beiden phänotypisch übereinstimmenden Mutanten bei Drosophila melanogaster sollen weiterhin die Bezeichnungen „roof" (rf) und „hängende Flügel" (hg) gebraucht werden. Die am Schluß behandelte Mutante von Drosophila simulans wird mit „roof" (rf) bezeichnet.

Erster Hauptteil.

Die Mutante „roof" von Drosophila melanogaster.

A. Herkunft der Mutante.

Bei Arbeiten im Zoologischen Laboratorium Prof. Morgans an der Columbia-Universität in New York entdeckte Miss H. Redfield in einem black-purple-Stamm von Drosophila melanogaster eine Anzahl von Fliegen mit anormaler Flügelhaltung. Die Flügel waren teils dachförmig abwärts, teils aufwärts gerichtet. Die genetische Prüfung ergab die Erblichkeit des Merkmals. Wegen der dachförmigen Flügelhaltung wählte Miss Redfield die Bezeichnung „roof". Bei Arbeiten im gleichen Institut hatte Herr Professor Dr. Nachtsheim zur selben Zeit einen ähnlichen Phänotyp bei Drosophila simulans entdeckt. Daher überließ Miss Redfield die von ihr entdeckte Mutante Herrn Professor Nachtsheim, der sie mir dann zur weiteren Bearbeitung übergab, und zwar in Kombination mit den im zweiten Chromosom liegenden Genen black (b) und purple (pr.).

B. Beschreibung und Verhalten der Mutante.

Die Anlage "roof" hat nicht nur Einfluß auf die Flügelhhaltung, sondern auch auf das Flugvermögen.

a) Flügelhaltung.

Der Phänotyp von roof (rf) ist nicht einheitlich. Neben der dachförmigen Abwärtsstellung der Flügel, der die Mutante ihre Bezeichnung verdankt, findet sich eine Aufwärtsstellung, wobei die Flügel, meist einander parallel, steil nach oben gerichtet sind. Und zwar kann bei dem gleichen Individuum die eine Haltung in die andere übergehen. Man kann oft genug beobachten, wie die abwärts gerichteten Flügel plötzlich emporschnellen, um eine senkrechte Stellung einzunehmen, und umgekehrt. Schon bei einer flüchtigen Beobachtung drängt sich allerdings der Eindruck auf, daß die Aufrechtstellung der Flügel, besonders bei zunehmendem Alter der Kulturen, stark überwiegt.

Jung geschlüpfte Tiere zeigen das Merkmal kurz nach der Entfaltung der Flügel wohl in keinem Falle. Im Laufe des ersten

Lebenstages stellt es sich dann ein, um mit zunehmendem Alter immer stärker manifest zu werden. Etwa am sechsten Lebenstage findet es sich bei der überwiegenden Mehrzahl der Fliegen. In nicht seltenen Fällen ist es auch nach zwei und mehr Wochen noch nicht zur Ausbildung gelangt, und es bleibt dann auch während der ganzen Lebensdauer aus. Man findet daher in Kulturen, welche in bezug auf roof homozygot sind, stets eine größere Anzahl von Fliegen, bei denen das Merkmal nicht in die Erscheinung tritt.

Dieses Urteil wurde gewonnen durch summarische Beobachtung ganzer Kulturen. Es erscheint aber auch notwendig, einzelne Tiere auf die Ausbildung des Merkmals hin unter Beobachtung zu nehmen. Es wurden daher je 10 frisch geschlüpfte Weibchen und Männchen isoliert. Die Tiere wurden einzeln in kleine Röhrchen gebracht von etwa 7 cm Länge und 12 mm Durchmesser. Die Beobachtung wurde während der ganzen Lebensdauer der Tiere durchgeführt. Als Nahrung erhielten die Tiere kleine Stücke Apfelschale, die etwa alle 3 Tage erneuert wurden. Bei der Isolierung bestand bei sämtlichen Tieren Gewißheit darüber, daß sie innerhalb der letzten Stunde geschlüpft waren.

Bemerkenswert ist zunächst die Tatsache, daß bei keinem der Weibchen Abwärtsstellung der Flügel beobachtet wurde. Bei dem Weibchen 1 konnte nach 2 Stunden, bei dem Weibchen 5 nach 4 Stunden festgestellt werden, daß eine leichte Aufwärtsstellung der Flügel sich anbahnte. Die nächste Beobachtung fand 12 Stunden nach der Isolierung statt. Jetzt hatten die Weibchen 1 bis 9 deutliche Aufwärtsstellung der Flügel, bei dem Weibchen 10 dagegen war die Flügelhaltung normal. Hieran hat sich während der ganzen Beobachtungsdauer nichts Wesentliches geändert. Bei den Weibchen 1 bis 9 trat lediglich eine Verstärkung der Aufwärtsstellung bis zur Parallelstellung ein. Bei dem Weibchen 9 schien es nach 19 Tagen, als ob eine leichte Aufwärtsstellung der Flügel sich anbahne. Bei allen folgenden, noch 13 Tage andauernden Beobachtungen aber war die Flügelhaltung wieder durchaus normal.

Bei den Männchen ist das Ergebnis etwas anders. Das Männchen 10 zeigte nach 4 Stunden die erste Andeutung einer Aufwärtsstellung der Flügel. 12 Stunden nach der Isolierung wurde

deutliche Aufwärtsstellung der Flügel festgestellt bei den Männchen 4, 5, 6, 9, 10. Erst bei der am dritten Tage, nach ca. 60 Stunden, stattfindenden Beobachtung hatten auch die Männchen 1 und 2 die Flügel emporgestellt, während die Männchen 3, 7 und 8 schwache Abwärtshaltung der Flügel zeigten. Bei den Männchen mit emporgestellten Flügeln trat, genau wie bei den Weibchen, sehr bald eine Verstärkung der Aufwärtsstellung bis zur Parallelstellung ein, die während der ganzen Lebensdauer erhalten blieb. Bei dem Männchen 7 war die am dritten Tage zunächst schwache Aufwärssttellung der Flügel am folgenden Tage aufs schärfste ausgebildet. Hieran hat sich während der noch 19 Tage fortgesetzten Beobachtung nichts mehr geändert.

Bei dem Männchen 3 war ebenfalls am folgenden Tage, also dem vierten Tage nach der Isolierung, die Abwärtsstellung der Flügel verstärkt. Bereits bei der 12 Stunden später angestellten Untersuchung war die Verstärkung wieder verschwunden, ohne nochmals wiederzukehren. Die Haltung der Flügel blieb ein schwaches roof (abwärts) bis zu dem nach 15 Tagen erfolgten Tode des Tieres.

Bei dem Männchen 8 war die am dritten Tage beobachtete Abwärtshaltung der Flügel sehr schwach. Am folgenden Tage war nur bei schärfster Beobachtung eine roof-Haltung noch eben erkennbar. Von da ab jedoch war die Flügelhaltung bei sämtlichen, 32 Tage lang fortgesetzten Beobachtungen durchaus normal.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß das fast völlige Fehlen einer ausgesprochenen Abwärtsstellung der Flügel mit den bei einer summarischen Durchmusterung von roof-Kulturen gemachten Wahrnungen nicht in Einklang steht; ebensowenig aber das so frühzeitige Auftreten einer Schrägstellung der Flügel (in der Mehrzahl der Fälle schon innerhalb der ersten 12 Stunden). Eine erste Erklärungsmöglichkeit für die fast ausnahmslose Aufrechtstellung der Flügel war wohl dadurch gegeben, daß der Stamm, aus dem die Tiere hervorgegangen waren, durch mehrere Generationen hindurch scharf selektioniert worden war auf emporgerichtete Flügel. Indessen hatte diese Deutung von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich, da die Selektionierung bisher ohne sichtbaren Erfolg geblieben war. Eine andere Er-

klärungsmöglichkeit konnte darin gesehen werden, daß die an nur je 10 Weibchen und 10 Männchen gemachten Feststellungen das typische Verhalten nicht wiederzugeben brauchen.

Zur Klärung wurden die aus den drei Phänotypen aufwärts, abwärts und normal sich ergebenden Paarungskombinationen vorgenommen, nämlich:

1. aufwärts × aufwärts.

Das hierzu verwendete Weibchen hatte bereits am ersten Tage scharf emporgerichtete Flügel; das Männchen war das unter Einzelbeobachtung genommene Männchen Nr. 1.

2. ebenfalls aufwärts × aufwärts mit Männchen 2.
3. ebenfalls aufwärts × aufwärts mit Männchen 4.
4. abwärts × abwärts.

Das hier verwendete Weibchen hatte 24 Stunden nach dem Schlüpfen gut erkennbare Abwärtshaltung der Flügel. Es wurde mit dem Männchen Nr. 3 zusammengesetzt. Bei der 6 Stunden später vorgenommenen Beobachtung war die Flügelhaltung des Weibchens wieder normal, um es während der nächsten sieben Tage zu bleiben. Dann trat wieder Abwärtsstellung ein, die nach weiteren acht Tagen besonders verstärkt erschien. Am folgenden Tage aber war die Flügelhaltung wieder normal. Bei der nächsten Beobachtung konnte keine Feststellung mehr gemacht werden, da das Weibchen verendet war. — Das P-Männchen ist oben unter Nr. 3 beschrieben.

5. aufwärts × abwärts.

Das Weibchen hatte bereits am ersten Tage scharf emporgerichtete Flügel und behielt sie auch unverändert; das Männchen ist das als Nr. 7 beschriebene.

6. normal × normal,

nämlich Weibchen Nr. 10 × Männchen Nr. 8.

7. aufwärts × normal.
8. normal × abwärts.

Das hier verwendete Weibchen hatte die normale Flügelhaltung während der ersten fünf Tage seines Lebens. Am sechsten Tage waren die Flügel schwach abwärts gerichtet, vom siebenten Tage an scharf aufwärts.

Alle acht Kulturen sind gut angegangen und haben sich normal entwickelt.

Da die bisherigen Beobachtungen bereits erwiesen hatten, daß die Ausbildung des Merkmals stark abhängig ist von dem Lebensalter der Fliegen, so wurde dafür gesorgt, daß bei der Auszählung das Alter der Fliegen genau bekannt war. Es wurden daher in jedem Falle neun Tage lang die jeweils geschlüpften Fliegen von Tag zu Tag aus dem Kulturgefäß herausgeschüttet. Dies ergab für jede Kultur neun Portionen isolierter Fliegen, die wieder in drei Gruppen zu je drei Portionen eingeteilt wurden. Die Fliegen der Gruppe I wurden ausgezählt am dritten Tage, die der Gruppe II am sechsten Tage und die der Gruppe III am zehnten Tage der Isolierung. Das Ergebnis der Auszählung geben folgende Tabellen wieder:

Tabelle I: Kultur 1. aufwärts × aufwärts.

Flügelhaltung	Gruppe I		Gruppe II		Gruppe III	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
aufwärts	70	59	93	74	62	65
abwärts	20	13	23	21	18	19
normal	22	17	11	14	10	9
	112	89	127	109	90	93

Tabelle II: Kultur 2. aufwärts × aufwärts.

Flügelhaltung	Gruppe I		Gruppe II		Gruppe III	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
aufwärts	63	53	59	64	52	41
abwärts	18	20	18	17	9	7
normal	18	19	8	9	6	6
	99	92	85	90	67	54

Tabelle III: Kultur 3. aufwärts × aufwärts.

Flügelhaltung	Gruppe I		Gruppe II		Gruppe III	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
aufwärts	39	29	47	33	55	61
abwärts	17	13	10	15	9	8
normal	13	18	6	4	7	10
	69	60	63	52	71	79

Tabelle IV: Kultur 4. abwärts × abwärts.

Flügelhaltung	Gruppe I ♀	Gruppe I ♂	Gruppe II ♀	Gruppe II ♂	Gruppe III ♀	Gruppe III ♂
aufwärts	49	55	79	72	64	47
abwärts	19	15	7	10	9	9
normal	18	22	10	11	10	8
	86	92	96	93	83	64

Tabelle V: Kultur 5. aufwärts × abwärts.

Flügelhaltung	Gruppe I ♀	Gruppe I ♂	Gruppe II ♀	Gruppe II ♂	Gruppe III ♀	Gruppe III ♂
aufwärts	44	39	58	59	55	67
abwärts	12	15	8	10	7	10
normal	18	14	8	8	6	11
	74	68	74	77	68	88

Tabelle VI: Kultur 6. normal × normal.

Flügelhaltung	Gruppe I ♀	Gruppe I ♂	Gruppe II ♀	Gruppe II ♂	Gruppe III ♀	Gruppe III ♂
aufwärts	33	26	35	31	39	36
abwärts	12	13	6	7	7	3
normal	10	13	5	4	4	6
	55	52	46	42	50	45

Tabelle VII: Kultur 7. aufwärts × normal.

Flügelhaltung	Gruppe I ♀	Gruppe I ♂	Gruppe II ♀	Gruppe II ♂	Gruppe III ♀	Gruppe III ♂
aufwärts	41	49	65	52	44	45
abwärts	9	14	16	15	13	13
normal	12	16	8	10	7	6
	62	79	89	77	64	64

Tabelle VIII: Kultur 8. normal × abwärts.

Flügel-haltung	Gruppe I ♀	Gruppe I ♂	Gruppe II ♀	Gruppe II ♂	Gruppe III ♀	Gruppe III ♂
aufwärts	47	40	40	48	85	67
abwärts	13	15	17	13	15	12
normal	13	14	7	6	11	9
	73	69	64	67	111	88

Das vorstehende Zahlenmaterial gibt Aufschluß über den Einfluß, den

1. die Flügelhaltung der P-Tiere,
2. das Lebensalter der Fliegen,
3. das Geschlecht

auf die Ausbildung des Merkmals hat.

Die Kulturen 1 bis 3 sind sämtlich aus der Kreuzung aufwärts × aufwärts hervorgegangen. Sie sind von der gleichen Art und werden daher in ihrer Gesamtheit gewertet. Rechnet man die dann gewonnenen Zahlen auf Hundert um, so ergibt sich die in Tabelle IX niedergelegte Übersicht, von der insgesamt 1501 Tiere umfaßt sind.

Tabelle IX zeigt zunächst, daß der Einfluß des Geschlechts auf die Ausbildung des Merkmals nur gering sein kann; allenfalls tendieren die Männchen eher dazu, die normale Flügelhaltung beizubehalten. Die Tabelle zeigt weiter, daß die Ausbildung des Merkmals eine Funktion des Lebensalters ist. Nach zwei Tagen sind noch rund 20% aller Fliegen phänotypisch wild, nach 5 Tagen sind es nur noch 10%, und dieses Verhältnis bleibt auch fernerhin ungefähr erhalten. Die Tabelle zeigt schließlich, daß die Abwärtsstellung der Flügel mit zunehmendem Alter seltener wird zugunsten der Aufwärtsstellung. Diese ist also offenbar stabiler und scheint mehr dazu zu neigen, Dauerhaltung zu bleiben, auch wenn die Flügel zunächst abwärts gerichtet waren; unbeschadet der Tatsache, daß ein vorübergehendes Umschlagen der Flügel aus der einen in die andere Haltung oft genug zu beobachten ist.

Tabelle IX.

Kulturen 1—3, aufwärts × aufwärts, in Prozenten.

Flügel-haltung	Gruppe I			Gruppe II			Gruppe III		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
aufwärts	61,4	58,5	60,8	72,4	68,1	70,3	74,1	73,8	74,0
abwärts	19,6	19,1	19,4	18,5	21,1	19,8	15,8	15,0	15,4
normal	18,9	22,4	19,8	9,1	10,8	9,9	10,1	11,2	10,6

Tabelle X.

Kultur 4, abwärts × abwärts, in Prozenten; s. Tab. 4.

Flügel-haltung	Gruppe I			Gruppe II			Gruppe III		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
aufwärts	57,0	59,8	58,4	82,3	77,3	79,9	77,1	73,4	75,5
abwärts	22,1	16,3	19,1	7,3	10,8	9,0	10,8	14,1	12,2
normal	20,9	23,9	22,5	10,4	11,9	11,1	12,1	12,5	12,3

Tabelle XI.

Kultur 5, aufwärts × abwärts, in Prozenten; s. Tab. 5.

Flügel-haltung	Gruppe I			Gruppe II			Gruppe III		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
aufwärts	59,5	57,4	58,5	78,4	76,6	77,5	80,9	76,1	78,2
abwärts	16,2	22,1	19,0	10,8	13,0	11,9	10,3	11,4	10,9
normal	24,3	20,5	22,5	10,8	10,4	10,6	8,8	12,5	10,9

Tabbe XII.

Kultur 6, normal × normal, in Prozenten; s. Tab. 6.

Flügel-haltung	Gruppe I			Gruppe II			Gruppe III		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
aufwärts	60,0	50,0	55,1	76,1	73,8	75,0	78,0	80,0	78,9
abwärts	21,8	25,0	23,4	13,0	16,7	14,8	14,0	6,7	10,5
normal	18,2	25,0	21,5	10,9	9,5	10,2	8,0	13,3	10,5

Tabelle XIII.

Kultur 7, aufwärts × normal, in Prozenten; s. Tab. 7.

Flügel-haltung	Gruppe I			Gruppe II			Gruppe III		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
aufwärts	66,1	62,0	63,8	73,0	67,5	70,5	68,8	70,3	69,5
abwärts	14,5	17,7	16,3	18,0	19,5	18,7	20,3	20,3	20,3
normal	19,4	20,3	19,9	9,0	13,0	10,8	10,9	9,4	10,2

Tabelle XIV.

Kultur 8, normal × abwärts, in Prozenten; s. Tab. 8.

Flügel-haltung	Gruppe I			Gruppe II			Gruppe III		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
aufwärts	64,4	58,0	61,3	62,5	71,6	67,2	76,6	76,1	76,4
abwärts	17,8	21,7	19,8	26,6	19,4	22,9	13,5	13,6	13,6
normal	17,8	20,3	19,0	10,9	9,0	9,9	9,9	10,3	10,0

In den Tabellen X bis XIV sind die Zahlen der Tabellen IV bis VIII prozentual ausgedrückt. Die Zahlen ergeben eindeutig, daß die Flügelhaltung der P-Tiere (aufwärts, abwärts oder normal) auf die Flügelhaltung der Nachkommenschaft keinen Einfluß hat. In allen Fällen ist das Ergebnis ungefähr das gleiche. Die Vermutung, daß es sich bei den verschiedenen Ausprägungen des Merkmals um verschieden starke Allele handeln könne, findet also keine Stüze. Unverkennbar ist die Tendenz, daß die Abwärtshaltung mit zunehmendem Alter in die Aufwärtshaltung übergeht. Bemerkenswert ist, daß am dritten Tage nach der Isolierung bei ungefähr 20% der Fliegen das Merkmal noch nicht ausgebildet ist. Nach fünf Tagen sind es nur noch rund 10%, worin auch nach weiteren vier Tagen keine wesentliche Änderung eingetreten ist. Die Klassifizierung im genetischen Experiment ist daher mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Es ist nötig, die Fliegen vor der Auszählung etwa fünf Tage lang zu isolieren, und auch dann noch ist damit zu rechnen, daß ca. 10% der roof-Fliegen nicht entdeckt werden.

Vergleicht man das vorstehende Zahlenmaterial mit den bei den zwanzig Einzelbeobachtungen (an je 10 Weibchen und 10

Männchen) gemachten Feststellungen, so fällt auf, daß in diesem Falle die Anzahl der Fliegen mit aufrechtstehenden Flügeln nach zwei Tagen der Isolierung keine Änderung mehr erfahren hat; von den 10 Weibchen hatten sogar neun bereits nach 12 Stunden deutlich emporgerichtete Flügel, während das zehnte Weibchen dauernd normale Flügelhaltung behielt. Es war nun bei der Beobachtung unbefruchteter Weibchen, die für spätere Kreuzungen in kleine Röhrchen eingesperrt wurden, wiederholt aufgefallen, daß das Merkmal ausnahmslos schon nach wenigen Stunden der Isolierung deutlich in die Erscheinung trat. Das führte zu der Vermutung, daß die Beschränkung auf engen Raum der Ausbildung des Merkmals förderlich sein könne. Es wurden daher nochmals je 10 Weibchen und 10 Männchen auf 20 kleine Röhrchen verteilt. Die Beobachtungen wurden von zwei zu zwei Stunden notiert mit folgendem Ergebnis:

Flügel-haltung	nach 2 Std.		nach 4 Std.		nach 6 Std.		nach 8 Std.	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
aufwärts	4	2	6	6	8	6	8	6
abwärts	0	0	0	0	0	2	1	3
normal	6	8	4	4	2	2	1	1

Kontrollbeobachtungen, die noch bis zum neunten Tage fortgesetzt wurden, konnten keine Veränderung mehr feststellen. Nach acht Stunden war also die Flügelhaltung bei sämtlichen Tieren festgelegt. Es bleibt hiernach allerdings noch die Möglichkeit, daß die Einzelhaltung der Tiere oder die Trennung vom anderen Geschlecht einen Einfluß ausüben könne. Die inbezug hierauf gemachten Beobachtungen stützen indessen eine solche Annahme nicht. Viel wahrscheinlicher ist es demnach, daß die Beschränkung der Tiere auf engsten Raum die frühzeitige Ausbildung des Merkmals befördert.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die mit dem Erbfaktor "roof" behafteten Tiere treten in zwei verschiedenen Phänotypen auf. Der eine dieser Phänotypen ist bei voller Ausbildung gekennzeichnet durch seitlich scharf abfallende Flügel; der andere Phänotyp ist charakterisiert durch aufwärts gestellte Flügel, wobei im Extrem die Flügel einander parallel laufen. Beide Extreme sind über die Normallage hinweg durch alle Übergänge miteinander verbunden. Es überwiegt bei weitem die Aufwärtsstellung.

Das Merkmal braucht zu seiner Ausbildung einige Zeit. Fliegen, bei denen das Merkmal bis zum sechsten Lebenstage noch nicht manifest geworden ist, bilden es auch später nicht mehr aus, so daß diese Fliegen bei der Klassifizierung als roof-Fliegen nicht erkennbar sind.

b) Flugunfähigkeit.

Der Faktor roof hat eine wichtige Konsequenz für das Flugvermögen der behafteten Tiere. Diese sind nämlich ausnahmslos flugunfähig. Auch die Tiere, bei denen die Flügelhaltung normal bleibt, sind in gleicher Weise von der Flugunfähigkeit betroffen, wie die mit starker Ausprägung der roof-Haltung. Niemals können die Tiere über kurze Flugsprünge hinaus.

In bezug auf Flugunfähigkeit äußert sich das Merkmal also völlig einheitlich, im Gegensatz zu der hinsichtlich der Flügelhaltung festgestellten Variationsbreite.

Die Flugunfähigkeit erstreckt sich auch auf die heterozygoten $\frac{\text{roof}}{+}$ Tiere. (s. nächsten Abschnitt: Teilweise Dominanz von "roof".)

c) Teilweise Dominanz von "roof".

Die Kreuzung roof × wild bezw. wild × roof führt in jedem Falle zu einer F_1, die phänotypisch wild ist; roof ist demnach rezessiv. In vollem Umfange trifft dies aber nur zu, sofern die untersuchten Tiere nicht älter als sechs Tage sind. Bei älteren F_1-Tieren stellt sich dann aber roof-Haltung ein, zunächst nur in einzelnen Fällen, späterhin in zunehmendem Maße. Im Gegensatz zu homozygoten roof-Tieren findet sich aber bei den Heterozygoten ganz überwiegend die eigentliche roof-Haltung, nämlich Abwärtsstellung der Flügel; es ist bemerkenswert, daß roof-Haltung der Flügel sich bei heterozygoten Männchen in weit stärkerem Maße einstellt als bei heterozygoten Weibchen; (Vgl. Tabelle XV.) Den ersten Hinweis für eine teilweise Dominanz von roof gaben folgende Feststellungen:

Um aus der Kreuzung wild × roof eine größere F_2 zu ziehen, wurden acht Kulturen angesetzt, deren Weibchen und Männ-

chen die F_1-Konstitution $\frac{rf}{+}$ hatten. Jedes Weibchen erhielt drei Männchen. Es waren in diese Versuche also 8 Weibchen und 24 Männchen einbezogen, die erwartungsgemäß sämtlich phänotypisch wild waren. Als nun kurz vor dem Schlüpfen der F_2 die Elterntiere entfernt wurden, stellte sich heraus, daß drei Männchen scharf abwärts gerichtete Flügel hatten. Drei Weibchen waren bereits tot. Die übrigen Tiere, nämlich 5 Weibchen und 24 Männchen, die sämtlich ein Mindestalter von 10 Tagen hatten, wurden nun zur weiteren Beobachtung isoliert. Jeder folgende Tag brachte nun bei je zwei weiteren Männchen das roof-Merkmal zum Vorschein. Am 16. Tage — das Mindestalter der Fliegen betrug jetzt also 15 Tage — kam noch ein zwölftes Männchen mit roof-Haltung hinzu, während die fünf noch lebenden Weibchen sämtlich normale Flügelhaltung hatten. Die weiteren, noch zehn Tage fortgesetzten Beobachtungen haben dann keine Änderungen mehr gebracht. Das Ergebnis war also, daß nach 15 Tagen sich ein Gleichgewicht in bezug auf die Flügelhaltung eingestellt hatte, und zwar derart, daß sämtliche Weibchen normale Flügelhaltung behielten, während die Hälfte der Männchen, nämlich 12 von 24, roof-Haltung annahmen. Es ist dies also ein Vorkommen, wie es bei geschlechtsgebundener Vererbung zu erwarten wäre. Indessen konnte die Möglichkeit, daß vielleicht ein spontan aufgetretenes geschlechtsgebundenes Gen, das ebenfalls die Flügelhaltung beeinflußt, im Spiele wäre, sofort ausgeschlossen werden.

Die Kreuzung solcher Männchen mit Weibchen der Mutante w = white (weiße Augen) führte nämlich in der F_2 zu Weibchen, die bei Weißäugigkeit roof-Haltung zeigten, was mit der Annahme, daß diese Flügelhaltung durch ein geschlechtsgebundenes Gen bedingt sei, nicht vereinbar ist. Es bleibt also nur die Deutung, daß der Faktor roof bei älteren Fliegen teilweise dominant wird, und um hierüber Klarheit zu verschaffen, wurden eine große Anzahl von F_1, hervorgegangen aus wild × roof, in verschiedenstem Lebensalter auf das Auftreten von roof hin durchgemustert.

Es wurde wieder die gleiche Methode der Auszählung gewählt, bei der eine wiederholte Narkose und ein damit eventuell

verbundener Einfluß auf die Flügelhaltung vermieden wird. Die F_1-Tiere wurden also wieder nach der Dauer ihrer Isolierung in Gruppen eingeteilt. Da das Auftreten des roof-Merkmals bei Tieren, die höchstens sechs Tage alt sind, nur als singulärer Fall betrachtet werden kann, so wurden die Tiere der ersten Gruppe am siebenten Tage nach der Isolierung ausgezählt. Von Gruppe zu Gruppe sind die Tiere dann je drei Tage älter; die letzte Gruppe macht bei einem Lebensalter von 26-27 Tagen einen Sprung von acht Tagen. Das Ergebnis der Untersuchung ist in der Tabelle XV wiedergegeben. In dieser ist Aufwärts- und Abwärtshaltung zusammengefaßt als „roof".

Aus den Zahlen der Tabelle XV geht zunächst hervor, daß der Fall, in dem von 24 $\frac{rf}{+}$-Männchen allmählich 12, also genau die Hälfte, roof-Merkmal annahmen, ein Zufallsergebnis darstellt. In so starkem Maße setzt sich im allgemeinen die teilweise Dominanz von roof nicht durch. Man könnte dieses roof wohl treffend als „Alters-roof" bezeichnen, das sich bei den dazu inklinierenden Tieren zwischen dem siebenten und dem sechzehnten Tage ihres Lebens durchsetzt. Die Männchen sind davon in weit stärkerem Maße betroffen als die Weibchen.

Tabelle XV.

Flügel-haltung	Alter 6-7 Tg. ♀	♂	zus.	Alter 9-10 Tg. ♀	♂	zus.	Alter 12-13 Tg. ♀	♂	zus.
roof	1	7	8	3	21	24	12	43	55
normal	387	349	736	491	407	898	389	384	773
roof in %	0,3	2,0	1,1	0,6	4,9	2,6	3,0	10,1	6,7

Fortsetzung der Tabelle XV:

Flügel-haltung	Alter 15-16 Tg. ♀	♂	zus.	Alter 18-19 Tg. ♀	♂	zus.	Alter 26-27 Tg. ♀	♂	zus.
roof	19	165	184	15	131	146	10	71	81
normal	701	520	1221	606	467	1073	352	271	623
rf in %	2,8	24,1	13,1	4,0	21,9	12,0	2,8	20,8	11,5

Für genetische Arbeiten mit dem Merkmal roof ergibt sich aus dem Dargelegten eine wichtige Folgerung. Da bei homozygoten $\frac{\text{roof}}{\text{roof}}$-Fliegen die Ausbildung des Merkmals teilweise 5—6 Tage in Anspruch nimmt, da andrerseits bei heterozygoten $\frac{\text{roof}}{+}$ Tieren vom siebenten Lebenstage an Altersroof auftreten kann, so müssen die Tiere, die zur Auszählung gelangen sollen, im Interesse einer zuverlässigen Klassifizierung vom ersten Schlüpftage an Tag für Tag entfernt und je fünf Tage lang isoliert gehalten werden. Am sechsten Tage hat dann die Auszählung zu erfolgen. Auch dann noch ist es indessen unausbleiblich, daß ca. 10% der roof-Fliegen unentdeckt bleiben.

Sehr bemerkenswert ist nun aber die bereits erwähnte Tatsache, daß alle $\frac{\text{roof}}{+}$-Tiere in gleicher Weise des Fliegens unfähig sind wie die homozygoten $\frac{\text{roof}}{\text{roof}}$-Tiere. In bezug auf Flugunfähigkeit ist der Faktor roof daher völlig dominant.

C. Lokalisation.

Daß es sich bei roof nicht um einen geschlechtsgebundenen Faktor handeln könne, war aus dem Verhalten der Generationen, die aus der Kreuzung roof × wild hervorgegangen waren, bereits ersichtlich. Als wahrscheinlicher Sitz für den Faktor roof kam daher zunächst das zweite oder das dritte Chromosom in Frage. Der übliche Weg unter Benutzung der Kombination $\frac{\text{S}}{\text{Cy}}$ D erschien nicht gangbar, da ja das Merkmal Dichaete (D) ebenfalls die Flügelhaltung betrifft. Es mußte daher eine geeignete Kombination geschaffen werden aus der Kreuzung

$$\frac{\text{L}}{\text{Cy}}\,\frac{+}{+} \times \frac{+}{+}\,\frac{\text{SbH}}{\text{Payne}}.$$

Die Faktoren Sb (Stubble), H (Hairless) und Payne sind Dominante des dritten Chromosoms, die in homozygotem Zustande letal sind. Sb verursacht kurze, stoppelartige Haare, H reduziert die Anzahl der Haare, und Payne ist ein Austauschverhinderer für das dritte Chromosom ohne weitere phäno-

typische Konsequenz. Der Stamm $\frac{SbH}{Payne}$ ist wegen des letalen Charakters der drei Dominanten ebenfalls ausbalanziert. Die Schreibweise $\frac{+}{+}\frac{SbH}{Payne}$ deutet an, daß der Stamm in bezug auf das zweite Chromosom normal ist. Ebenso ist der Stamm $\frac{L}{Cy}\frac{+}{+}$ in bezug auf das dritte Chromosom normal.

Aus der Kreuzung $\frac{L}{Cy}\frac{+}{+} \times \frac{+\ SbH}{+Payne}$ ergeben sich u. a. Tiere von der Konstitution $\frac{L}{+}\frac{SbH}{+}$. Ein Männchen dieser Konstitution wurde nun gekreuzt mit einem Weibchen roof. Hieraus resultieren u. a. wieder Tiere, die sowohl Lobe als auch Sb H sind, die nun aber auch den Faktor roof heterozygot enthalten; also Tiere von der Konstitution $\frac{L\ \ SbH}{roof}$, wobei die Schreibweise die beiden Alternativen $\frac{L}{roof}\ \frac{SbH}{+}$ und $\frac{L}{+}\ \frac{SbH}{roof}$ offen läßt.

Die entscheidende Kreuzung, die über den Sitz des Faktors roof Aufschluß gibt, ist dann diese:

$$\frac{roof}{roof} \times \frac{L\ Sb\ H}{roof}$$

In der hieraus hervorgehenden Generation ließen sich in bezug auf die in der Kreuzung verwandten Dominanten folgende vier Typen in ungefähr gleicher Anzahl unterscheiden:

1. Tiere, die sowohl L als auch Sb H sind;
2. Tiere, die L sind;
3. Tiere, die Sb H sind;
4. Tiere, die keine der Dominanten enthalten.

Da beim Drosophila-Männchen Austausch unter den homologen Chromosomen nicht stattfindet, so ergibt sich folgende Situtation: Falls der Faktor roof im zweiten Chromosom liegt, so erhalten die aus der Kreuzung $♀\frac{roof}{roof} \times ♂\frac{L\ SbH}{roof}$ hervorgehenden Tiere väterlicherseits entweder das mit Faktor Lobe behaftete zweite Chromosom oder jenes, das den Faktor roof enthält. Es würden also entstehen heterozygote $\frac{L}{roof}$-Tiere

und homozygote $\frac{\text{roof}}{\text{roof}}$-Tiere in freier Kombination mit dem im dritten Chromosom lokalisierten Merkmalspaar Sb H. Bei der gemachten Annahme können also die Phänotypen Lobe und roof nicht zusammentreffen. Läge andererseits roof im dritten Chromosom, so könnte aus der gleichen Erwägung das Merkmalspaar Sb H nicht mit dem Phänotyp roof zusammentreffen, es würden aber roof und Lobe sich frei miteinander kombinieren gemäß dem bei unabhängigem Erbgang zu erwartenden Zahlenverhältnis.

Da das Merkmal roof erst nach einiger Zeit manifest wird, so wurden die Tiere nach diesen vier Gruppen ausgesondert und mehrere Tage isoliert. Das Ergebnis war, daß das Merkmal roof in den Gruppen 3 und 4 sich in zunehmendem Maße durchsetzte. Damit ist dargetan, daß der Faktor roof seinen Sitz im zweiten Chromosom hat.

Zur ersten ungefähren Lokalisation diente die Kreuzung

$$♀ \frac{\text{L}}{\text{b pr roof}} \times ♂ \frac{\text{b pr roof}}{\text{b pr roof.}}$$

Das Merkmal purple (Augenfarbe) ist bei der Auszählung unberücksichtigt geblieben, da seine Identifizierung bei Gegenwart von Lobe nach meinen Wahrnehmungen Schwierigkeiten macht.

Das zahlenmäßige Ergebnis aus fünf Kulturen dieser Art gibt folgende Tabelle wieder:

b rf	L^2	rf	b L	b	L rf	+++	b L rf	
479	571	163	154	125	56	25	13	1586

Es ist hier zunächst die ganz augenfällige Unstimmigkeit zu klären, die darin besteht, daß die Typenpaare, die durch Austausch im gleichen Abschnitt entstehen, in so ungleicher Anzahl auftreten. Besonders auffällig ist der Zahlenunterschied bei den Typen black und L roof, die doch in ungefähr gleicher Anzahl zu erwarten wären. Die Erklärung hierfür liegt darin, daß immer eine Anzahl von roof-Fliegen, bei denen sich das Merkmal nicht durchsetzt, unerkannt bleibt. Es ist daher außer Zweifel, daß ein erheblicher Teil der 125 black-Fliegen genotypisch unter die Rubrik b roof gehört und ebenso ein an-

sehnlicher Teil der Lobe-Fliegen unter die Rubrik L roof. Immerhin geben die Zahlen schon eine erste Vorstellung von der Lage des Gens. Durch Austausch in dem Intervall zwischen Lobe und roof sind die Tiere entstanden, die Lobe und roof gleichzeitig enthalten, und die Tiere, die frei von diesen Merkmalen sind, also: $56 + 13 + 125 + 25 = 219$ Tiere. Die Entfernung Lobe—roof ergibt sich dann aus dem Quotienten $21\,900 : 1586 = 13{,}8$. Da Lobe bei 72 liegt, so käme für roof der Lokus $72 + 13{,}8 = 85{,}8$ oder der Lokus $72 - 13{,}8 = 58{,}2$ in Frage.

Durch Austausch in dem Intervall black-roof sind die Tiere entstanden, die den Faktor black ohne roof, und diejenigen, die Faktor roof ohne black enthalten, also: $154 + 125 + 163 + 56 = 498$ Tiere. Die Entfernung black-roof ergibt sich mithin aus dem Quotienten $49\,800 : 1586 = 31{,}4$. Da black bei 48,5 liegt, so käme hiernach für roof der Lokus $48{,}5 + 31{,}4 = 79{,}5$ oder der Lokus $48{,}5 - 31{,}4 = 17{,}1$ in Frage.

Es ist offensichtlich, daß die Differenzwerte 58,2 und 17,1 nicht in Übereinstimmung miteinander zu bringen sind, daß aber die Werte 85,8 und 79,9 einander gut entsprechen. Die Reihenfolge der Gene im Chromosom ist black-Lobe-roof, d. h. roof liegt rechts von Lobe und zwar in der Nähe des Lokus 80.

Zu einer genaueren Lokalisation mußten nun solche Gene in den weiteren Versuch einbezogen werden, die das zu analysierende Gen roof flankieren, und zwar in möglichst geringem Abstande. Unter diesem Gesichtspunkt sind unter den in Frage kommenden Genen am geeignetsten die beiden Dominanten Minute 173 und Lobe. Minute 173 (M 173) ist eine von L. Csik 1930 beschriebene und bei 91,9 lokalisierte Dominante des zweiten Chromosoms, die feine, dünne und kurze Borsten hervorruft. Der Faktor roof ist also von diesen beiden Faktoren eingeschlossen und liegt etwa in der Mitte zwischen ihnen.

Als nächste Aufgabe ergab sich hiernach, Tiere von der Konstitution $\frac{\text{L roof}}{\text{M 173}}$ herzustellen und dann die Kreuzung auszuführen: $♀ \frac{\text{L roof}}{\text{M 173}} \times ♂ \frac{\text{roof}}{\text{roof.}}$ Aus dieser Kreuzung resultierten die zu erwartenden acht Typen in folgenden Zahlen:

Kein Austausch		Aust. i. 1. Segm.		Aust. i. 2. Seg.		Doppelaust.		
L roof	M 173	roof	LM	LrfM	+++	rfM	L	zus.
674	602	81	25	28	115	5	79	1609

Diese Zahlen bedürfen noch einer näheren Diskussion, um die beträchtlichen zahlenmäßigen Unterschiede aufzuklären, die zwischen den Typen der gleichen Austauschart bestehen. Eine Ursache für diese Unstimmigkeit liegt darin, daß die Minute-Fliegen nur eine verminderte Lebensfähigkeit haben, die zudem noch stark herabgesetzt wird durch das Hinzutreten des Faktors Lobe. Aus diesem Grunde hat auch Csik bei der Lokalisation des Faktors Minute 173 nur die Fliegen in die Rechnung eingesetzt, die diesen Faktor nicht enthielten. Dann bleibt aber immer noch zu klären die ungewöhnlich große Anzahl von 79 Doppelaustauschtieren des Phänotyps Lobe, der theoretisch doch nur in einer Anzahl von 8 bis 10 zu erwarten wäre. Hierfür liegt die Erklärung aber auf der Hand. Es ist ja bekannt, daß das roof-Merkmal in etwa 10% der Fälle unerkannt bleibt. Es sind also in den roof-Rubriken nur jeweils 90% der Fälle erfaßt; diese Rubriken müssen mithin um ein Neuntel ihres Betrages vermehrt werden, und zwar auf Kosten der entsprechenden Rubriken ohne roof. Die Tabelle ist daher in folgender Weise zu berichtigen:

L roof	M 173	roof	LM	LrfM	+++	rfM	L	
674	602	81	25	28	115	5	79	
+75	−1	+9	−3	+3	−9	+1	−75	
749	601	90	22	31	106	6	4	1609

Läßt man nun aus der Rechnung alle Minute-Tiere fort, so bleiben $90 + 4 = 94$ Austausche im ersten Segment, $106 + 4 = 110$ Austausche im zweiten Segment. Da die Entfernung Lobe—Minute 173 zu 19,9 Einheiten gefunden ist, so ergibt sich für die Entfernung Lobe—roof die Proportion: $\frac{x}{19{,}9} = \frac{94}{110+94,}$ oder $x = 9{,}2$ Einheiten.

Verzichtet man dagegen auf jede Berichtigung und nimmt die Zahlen, wie sie sind, so stehen $81 + 25 + 5 + 79 = 190$ Austauschen im ersten Segment gegenüber $28 + 115 + 5 + 79 =$

227 Austausche im zweiten Segment. Nach der gleichen Rechenmethode findet man dann die Entfernung Lobe—roof aus der Proportion: $\frac{x}{19{,}9} = \frac{190}{227+190}$, oder $x = 9{,}1$ Einheiten.

Die Differenz von 0,1 ist völlig unerheblich. Es kann daher mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit der Lokus von roof 9,2 Einheiten rechts vom Lokus 72 (Lobe) festgesetzt werden.

Der rezessive Faktor roof liegt also im zweiten Chromosom beim Lokus 81,2.

Zweiter Hauptteil.

Die Mutante „hängende Flügel" von Drosophila melanogaster.

A. Herkunft der Mutante.

Diese Mutante ist in einer wild-Kultur des zoologischen Instituts der Universität Frankfurt aufgetreten. Von dort wurde sie Herrn Dr. Stern vom Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Dahlem zur Verfügung gestellt, der sie mir freundlichst zur weiteren Bearbeitung überließ. Sie soll durch das Symbol „hg" gekennzeichnet werden.

B. Beschreibung und Verhalten der Mutante.

Auch die Mutante „hängende Flügel" beeinflußt sowohl die Flügelhaltung wie das Flugvermögen.

a) Flügelhaltung.

Das äußere Kennzeichen der Mutante „hängende Flügel" ist ein seitliches Abgleiten der Flügel, das bei extremer Ausbildung so stark ist, daß die Enden der Flügel über den Boden dahinschleppen. Von dieser extremen Flügelhaltung finden sich aber auch alle Übergänge bis zur Normalhaltung der Flügel. Eine sichere Trennung von roof ist daher nicht durchzuführen. Indessen kommt eine Aufrechtstellung der Flügel wie bei roof niemals vor.

Das mir übergebene Material bestand aus 21 unbefruchteten Weibchen und 31 Männchen. Nur je 5 der Tiere hatten aber das Merkmal deutlich erkennbar ausgebildet. Nach den mit „roof" gemachten Erfahrungen wurde sogleich die Möglichkeit ins Auge gefaßt, daß das Merkmal ebenfalls erst mit zunehmendem Lebensalter in stärkerem Maße manifest werde. In der Tat war nach einer Woche noch bei fünf anderen Weibchen und sechs Männchen das Merkmal zur Aubildung gelangt; bei den übrigen Tieren aber blieb es auch späterhin aus.

Angesichts des Überwiegens der normalen Flügelstellung war zunächst eine Klärung darüber herbeizuführen, ob der mir übergebene Stamm genetisch einheitlich war, ferner ob es sich um ein dominantes oder rezessives Gen handle. Zu diesem Zwecke wurden folgende Kreuzungen ausgeführt:

1. ♀ mit Merkmal × ♂ mit Merkmal
2. ♀ mit Merkmal × ♂ ohne Merkmal
3. ♀ ohne Merkmal × ♂ ohne Merkmal
4. ♀ mit Merkmal × ♂ wild
5. ♀ ohne Merkmal × ♂ wild.

Die Kreuzungen 4 und 5 lieferten beide eine F_1, die phänotypisch wild war. Bei keinem der F_1-Tiere war irgendeine Abweichung von der normalen Flügelhaltung wahrnehmbar. Das Merkmal ist inbezug auf Flügelhaltung also durchaus rezessiv.

In den aus den Kreuzungen 1—3 hervorgegangenen Nachkommenschaften trat das Merkmal wieder auf; ein ziemlich hoher Prozentsatz der Tiere hatte indessen wieder normale Flügelhaltung. Die Auszählung, die in diesem Falle noch ohne die notwendigen Kautelen vorgenommen wurde, ergab das folgende Bild:

	Kultur 1			Kultur 2			Kultur 3		
	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.	♀	♂	zus.
mit Merkmal	198	133	331	114	76	190	115	138	253
ohne Merkmal	71	63	134	102	79	181	49	57	106

Diese ersten orientierenden Versuche nötigen wieder zu dem Schluß, daß es sich um eine rezessive Erbanlage handelt,

daß das Merkmal aber auch bei einer erheblichen Anzahl von Homozygoten nicht zur Ausprägung gelangt.

Um den bereits bei dem Ausgangsmaterial beobachteten Einfluß des Lebensalters auf die Ausprägung des Merkmals nochmals zu überprüfen, wurden die 106 Tiere (49 ♀ und 57 ♂) aus der Kreuzung 3, bei denen die erste Durchmusterung normale Flügelhaltung ergeben hatte, einer weiteren Beobachtung unterzogen. Nach sechs Tagen hatte sich das Ergebnis dahin verschoben, daß von den 49 ♀ noch 18, von den 57 ♂ noch 16 das Merkmal angenommen hatten.

Zur Erlangung genauerer Daten wurde nun weiter nach der für „roof" angegebenen Methode verfahren. Je zehn frischgeschlüpfte Weibchen und Männchen wurden einzeln in kleine, mit Nährboden beschickte Röhrchen eingesperrt und während ihres ganzen Lebens beobachtet.

In der Mehrzahl der Fälle war das Merkmal etwa 12 Stunden nach dem Schlüpfen deutlich wahrnehmbar; nach weiteren 12—24 Stunden war es dann scharf bezw. extrem ausgebildet. Die Weibchen 2 und 3 hatten vier bezw. fünf Tage lang normale Flügelhaltung; danach trat das Merkmal dann in voller Schärfe auf. Das Männchen 2, das ein Alter von 9 Tagen erreichte, blieb während seines Lebens ohne Merkmal. Bei dem Männchen 10 trat nach 5 Tagen eine schwache, aber dennoch deutliche Abwärtsstellung der Flügel auf, die aber am nächsten Tage wieder der normalen Flügelhaltung Platz machte. Die Flügelhaltung blieb auch weiterhin normal. Das Tier verendete im Alter von 26 Tagen und erreichte damit das höchste Alter unter den hier beobachteten 20 Tieren. Dies erscheint bemerkenswert, weil die Tiere mit frühzeitiger und deutlicher Merkmalsausprägung im allgemeinen nur ein Alter von 3 bis 11 Tagen erreichten. Nur die Männchen 8 und 9 machen hiervon eine Ausnahme, denn sie erreichten trotz frühzeitiger und schärfster Ausprägung des Merkmals ein Alter von 23 bezw. 20 Tagen. Die Ursache für die im übrigen festgestellte kurze Lebensdauer ist darin zu suchen, daß die herabhängenden Flügel über die Nahrung oder über die Gefäßwandung schleifen und die Tiere dadurch leicht in die Gefahr geraten, durch Verkleben und Anhaften zu verenden. In normalen Kulturgefäßen ist

diese Gefahr nicht so groß wie bei den für die Einzelbeobachtungen verwendeten kleinen Röhrchen. Immerhin resultiert aus der stärkeren Gefährdung der mit dem Merkmal phänotypisch behafteten Fliegen eine gewisse Ungenauigkeit, die noch erhöht wird durch die Unsicherheit in der Klassifizierung der Fliegen, da das Merkmal oft erst in höherem Lebensalter, mitunter auch gar nicht, manifest wird. Wenn man diese beiden Fehlerquellen gegeneinander abwägt, so erscheint es am zweckmäßigten, die Fliegen in einem Alter von etwa sechs Tagen zu klassifizieren. Es ist daher bei den zur Lokalisation vorgenommenen Auszählungen wiederum darauf geachtet worden, daß die Tiere ein Alter von sechs Tagen hatten.

b) Flugunfähigkeit.

Die Anlage für hängende Flügel beeinflußt ebenfalls die Flugfähigkeit. Während indessen roof-Fliegen sämtlich flugunfähig sind, sind hg-Fliegen zum Teil im Besitze ihres vollen Flugvermögens; es trifft dies allerdings nicht für sämtliche Fliegen mit normaler Flügelhaltung zu. Fliegen mit deutlicher Ausprägung des Merkmals sind indessen sämtlich als flugunfähig befunden worden.

c) Teilweise Dominanz.

In geringerem Maße erstreckt sich die Flugunfähigkeit auch auf die heterozygoten $\frac{hg}{+}$-Fliegen, die aber ausnahmslos normale Flügelhaltung bewahren.

C. Lokalisation.

Die Kreuzung wild × hg in beiden Richtungen hatte ergeben, daß das Merkmal in bezug auf Flügelhaltung vollständig rezessiv ist. Gleichzeitig ergab sich auch, daß es sich nicht um ein geschlechtsgebundenes Gen handeln könne.

Zur Feststellung des Chromosoms, in dem das Gen hg seinen Sitz hat, wurde eine ähnliche Kombination wie bei roof benutzt. Den Ausgangspunkt hierzu bildete die Kreuzung:

$$\frac{Bl\ L}{Cy}\ \frac{+}{+} \times \frac{+}{+}\ \frac{SbH}{Payne}$$

Hieraus resultieren u. a. Männchen, die sowohl die beiden Dominanten des zweiten Chromosoms, nämlich Bristle (Bl) und Lobe (L), als auch die im dritten Chromosom gelegenen Dominanten Subble (Sb) und Hairless (H) enthalten. Solche Männchen wurden gekreuzt mit hg-Weibchen:

$$♀ \frac{hg}{hg} \times ♂ \frac{Bl\ L}{+} \frac{Sb\ H}{+}$$

Auch hieraus resultieren wieder Männchen des gleichen Phänotyps, die nun aber auch den Faktor hg enthalten, der im zweiten oder im dritten Chromosom vermutet wird. Die Schreibweise $\frac{Bl\ L \quad Sb\ H}{hg}$ läßt noch offen, welchem Chromosom hg angehört. Hierüber gibt aber die folgende Rückkreuzung Aufschluß:

$$♀ \frac{hg}{hg} \times ♂ \frac{Bl\ L\ \ Sb\ H}{hg}$$

In der aus dieser Kreuzung hervorgehenden Generation lassen sich folgende vier Gruppen in ungefähr gleicher Anzahl unterscheiden:

1. Tiere, die sowohl Bl L als auch Sb H sind;
2. Tiere, die Bl L sind;
3. Tiere, die Sb H sind;
4. Tiere, die keine der Dominanten enthalten.

Das Merkmal hg fand sich nun lediglich in den Gruppen 2 und 4, während es in den Gruppen 1 und 3 völlig fehlte. Es kann daher genotypisch nur im dritten Chromosom verankert sein.

Zur näheren Lokalisation ist der bereits benutzte Stamm $\frac{Sb\ H}{Payne}$ gut verwendbar. Die Kreuzung $\frac{hg}{hg} \times \frac{Sb\ H}{Payne}$ liefert u. a. Weibchen von der Konstitution $\frac{Sb\ H}{hg}$, die mit hg-Männchen rückgekreuzt wurden. Die zu erwartenden acht Typen wurden zahlenmäßig wie folgt festgestellt:

Kein Austausch		Aust. i. 1. Segm.		Aust. i. 2. Segm.		Doppelaust.		
SbH	hg	hg SbH	+++	Sb	hg H	hg Sb	H	zusammen
701	542	122	291	94	74	10	30	1864

Der zahlenmäßige Unterschied zwischen den Typen der gleichen Austauschart ist teilweise eklatant, erklärt sich aber ungezwungen aus dem Umstande, daß ein Teil der hg-Fliegen unerkannt bleibt und daher falsch rubriziert wird.

Zur Verringerung der hieraus resultierenden Fehlerquelle sollen — ähnlich wie bei roof — wieder nur die 542 + 122 + 74 + 10 = 748 Fliegen berücksichtigt werden, bei denen das Merkmal hg sich durchgesetzt hat. Es stellen nun offenbar die 10 hg Sb-Fliegen den durch Doppelaustausch entstandenen Typ dar. Hieraus schon ergibt sich, daß das gesuchte Gen links von Stubble liegt. Durch Austausch im Intervall hg-Sb sind entstanden 122 + 10 = 132 Fliegen, d. h. 17,6%. Durch Austausch im Intervall Sb-H sind entstanden 74 + 10 = 84 Fliegen, d. h. 11,2%. Da Sb bei 58,2 und H bei 69,5 liegt, so kommt der letzte Wert dem als Standartwert geltenden außerordentlich nahe. Die korrigierte Distanz hg-Sb errechnet sich dann aus der Proportion $\frac{x}{11,3} = \frac{17,6}{11,2}$, d. h. $x = 17,8$. Das Gen hg ist also 17,8 Einheiten links von Sb zu suchen, d. h. beim Lokus 40,4. Infolge der nur bedingten Zuverlässigkeit des Merkmals kann diese Ortsbestimmung nur als ungefähr gelten. Dies findet seinen Ausdruck durch die Angabe:

Das Gen hg (hängende Flügel) liegt im dritten Chromosom beim Lokus ± 40,4.

Dritter Hauptteil.

Die Mutante „roof" von Drosophila simulans.

A. Herkunft der Mutante.

Während seiner Tätigkeit im Zoologischen Institut der Universität New York fand Herr Professor Dr. Nachtsheim im Februar 1927 in einer wild-Kultur von Drosophila simulans mehrere Männchen und Weibchen, die dachförmig herabgesenkte Flügel hatten. Die genetische Prüfung ergab die Erblichkeit des Merkmals. Herr Professor Nachtsheim übergab mir die Mutante unter der Bezeichnung „roof" zur weiteren Bearbeitung.

B. Beschreibung und Verhalten der Mutante.

Auch hier handelt es sich um einen Erbfaktor, der sowohl die Flügelhaltung wie das Flugvermögen beeinflußt.

a) Flügelhaltung.

Das phänotypische Bild stimmt mit dem für die Mutante „roof" bei Drosophila melanogaster beschriebenen weitgehend überein. Neben der eigentlichen roof-Haltung, d. h. der seitlichen Abwärtsstellung der Flügel, findet sich auch die für melanogaster beschriebene Aufwärtsstellung. Allerdings zeigt schon eine flüchtige Betrachtung, daß im Gegensatz zu melanogaster die Abwärtsstellung der Flügel bei weitem überwiegt.

Auch hier ist bei jung geschlüpften Tieren das Merkmal noch nicht ausgebildet. Im allgemeinen tritt es erst nach einigen Tagen auf. Die an zehn Weibchen und zehn Männchen vorgenommenen Einzelbeobachtungen geben hierüber Aufschluß. Die Tiere wurden wieder einzeln in ein Röhrchen eingesperrt und während ihres ganzen Lebens beobachtet. Das Ergebnis der Beobachtungen ist in den folgenden Charakteristiken niedergelegt:

Weibchen Nr. 1: Leichte Abwärtsstellung der Flügel wurde zuerst nach drei Tagen beobachtet. Während der nächsten drei Tage wechselte diese Haltung dann ständig mit normaler Flügelhaltung ab. Vom 7. Lebenstage an unverändert roof-abwärts.

Weibchen Nr. 2: Leichte, aber deutliche Abwärtsstellung bereits nach einem Tage. Am nächsten Tage ist diese Stellung verstärkt und nach weiteren 24 Stunden, also im Alter von drei Tagen, voll ausgebildet. Nach weiteren 7 Tagen sind die Flügel dann plötzlich aufwärts gestellt. Während der nächsten Tage wechselt diese Stellung ständig ab mit der Abwärtshaltung. Vom 17. Lebenstage an bleibt die Haltung dann unverändert roof-aufwärts.

Weibchen Nr. 3 verhält sich ganz ähnlich wie Weibchen 1.

Weibchen Nr. 4: Die nach zwei Tagen zuerst bemerkte Abwärtsstellung der Flügel verstärkt sich von Tag zu Tag

und bleibt vom 7. Lebenstage an in starker Ausbildung unverändert erhalten.

Weibchen Nr. 5: Während der ersten acht Lebenstage war die Flügelhaltung normal. Am neunten Tage stellte sich zum ersten Male Abwärtsstellung der Flügel ein, die dann aber zwei Tage lang mit normaler Flügelhaltung abwechselte. Während der nächsten acht Tage wurde dann nur normale Flügelhaltung beobachtet. Im Alter von achtzehn Tagen waren die Flügel plötzlich senkrecht emporgerichtet; noch während dieser Beobachtung aber gingen sie wieder in die normale Lage zurück. In einer bei dieser Gelegenheit vorgenommenen Äthernarkose nahmen die Flügel scharfe Abwärtsstellung an. Aber noch während der Narkose stellten sie sich einige Sekunden aufrecht, um dann in normale Stellung zurückzukehren, in der sie auch fernerhin verblieben.

Weibchen Nr. 6: Flügelhaltung sieben Tage normal. Am achten Tage ist Abwärtsstellung gut ausgebildet. Am folgenden Tage wechseln die beiden roof-Typen (abwärts und aufwärts) ständig miteinander und mit normaler Flügelhaltung ab. Dieser Wechsel bleibt auch in der Folgezeit (noch weitere 32 Tage) erhalten, wenngleich Abwärtsstellung schließlich stark überwiegt.

Weibchen Nr. 7: Nach drei Tagen deutliche Abwärtsstellung, die sich allmählich verstärkt und dann unverändert erhalten bleibt. (Beobachtungsdauer 40 Tage).

Weibchen Nr. 8: Nach vier Tagen deutliche Abwärtsstellung, die sich von Tag zu Tag verstärkt und nach weiteren drei Tagen als sehr starkes roof-abwärts gekennzeichnet wurde. Bei einer Beobachtung am zwölften Lebenstage erscheint die Flügelhaltung wieder normal, ist aber nach einiger Zeit wieder roof-abwärts. Dieser Wechsel wiederholte sich, es überwiegt aber roof-abwärts.

Weibchen Nr. 9: Normale Flügelhaltung während der ganzen, 40 Tage währenden Beobachtungsdauer. Daneben wurde an diesem Tier eine Wahrnehmung gemacht, die allgemeinere Geltung zu haben scheint: Beim Laufen werden die Flügel aufwärts gestellt, so daß roof-aufwärts-Merkmal auftritt. Es macht den Eindruck, als handle es sich hierbei um vergeb-

liche Flugversuche, die aber über das Emporheben der Flügel nicht hinauskommen.

Weibchen Nr. 10: Dieses Weibchen erreichte nur ein Alter von vier Tagen und hatte während dieser Zeit normale Flügelhaltung.

Männchen Nr. 1: Roof-abwärts-Haltung wurde bereits 24 Stunden nach dem Schlüpfen beobachtet. Unmittelbar danach war die Flügelhaltung aber wieder normal. Vom folgenden Tage ab war die Haltung dann unverändert roof-abwärts. (Beobachtungsdauer 40 Tage).

Männchen Nr. 2: Nach 24 Stunden waren die anfangs normal gestellten Flügel emporgerichtet. Die roof-aufwärts-Haltung blieb bis zu dem bereits nach sechs Tagen erfolgten Tode des Tieres unverändert erhalten.

Männchen Nr. 3: Nach zwei Tagen leichte Abwärtsstellung, die aber mit flüchtiger Aufwärtsstellung und normaler Lage abwechselt. Vom folgenden Tage ab kam nur noch roof-abwärts zur Beobachtung.

Männchen Nr. 4: Abwärtsstellung bereits nach 24 Std. gut ausgebildet. Das Tier konnte nur vier Tage lang beobachtet werden und behielt während dieser Zeit die Abwärtsstellung bei.

Männchen Nr. 5: Nach 24 Stunden deutliche Abwärtsstellung, die sich von Tag zu Tag verstärkt und in voller Ausbildung unverändert erhalten bleibt. Beobachtungsdauer 30 Tage.

Männchen Nr. 6: Leichte Abwärtsstellung zuerst beobachtet nach vier Tagen. In der Folgezeit — noch 36 Tage — wechselt Abwärtsstellung stets mit normaler Flügelhaltung ab.

Männchen Nr. 7: Während der ersten 18 Beobachtungstage ist das Verhalten völlig übereinstimmend mit dem des Männchens Nr. 5. Dann tritt plötzlich scharfe Aufwärtsstellung der Flügel ein, die unverändert erhalten bleibt, bis die Beobachtung nach weiteren 12 Tagen eingestellt wird.

Männchen Nr. 8: Während der ersten Lebenswoche ist die Flügelhaltung normal. Dann stellt sich roof-abwärts ein, das aber bald wieder der normalen Flügelhaltung Platz macht. In der Folgezeit wechseln dann die beiden roof-Typen ständig miteinander und mit der Normalhaltung ab. Erst vom 19. Lebens-

tage ab ist die Flügelhaltung unverändert roof-abwärts. (Beobachtungsdauer 40 Tage.)

Männchen Nr. 9: Abwärtsstellung wird zum ersten Male nach drei Tagen beobachtet. Diese Stellung wechselt dann einige Tage mit normaler Flügelhaltung ab. Vom 10. bis zu dem am 40. Tage erfolgten Tode ist die Haltung dann unverändert roof-abwärts, abgesehen davon, daß einmal vorübergehend Aufwärtsstellung der Flügel beobachtet wurde.

Männchen Nr. 10: Nach zwei Tagen leichte Abwärtsstellung, die sich alsbald verstärkt und unverändert erhalten bleibt. (Beobachtungsdauer 40 Tage.)

Zusammenfassend kann auch hier, ähnlich wie für „roof" bei Drosophila melanogaster, festgestellt werden: Die mit dem Erbfaktor „roof" behafteten Tiere treten in zwei verschiedenen Phänotypen auf. Der eine dieser Phänotypen ist bei voller Ausbildung gekennzeichnet durch seitlich scharf abfallende Flügel; der andere Phänotyp ist charakterisiert durch aufwärts gestellte Flügel. Im Gegensatz zu Drosophila melanogaster überwiegt hier aber bei weitem die eigentliche „roof"-Haltung, d. h. dachförmig abwärtsgestellte Flügel. Offenbar setzt sich bei Drosophila simulans das Merkmal zögernder durch als bei D. melanogaster. Bei dem gleichen Individuum findet auch oft verhältnismäßig lange ein Wechsel in den Ausprägungsformen des Merkmals statt. Hieraus ergibt sich weiter, daß die Klassifizierung von roof-Tieren noch unsicherer ist, als dies bei melanogaster der Fall ist.

b) Flugunfähigkeit.

So wenig nach dem Vorstehenden eine Übereinstimmung der roof-Tiere in bezug auf die Flügelhaltung besteht, so sehr stimmen alle roof-Tiere in dem Mangel der Flugfähigkeit überein. Diese Flugunfähigkeit, obwohl für die Klassifizierung und Lokalisation nur bedingt verwendbar, darf wohl gegenüber der abweichenden Flügelhaltung als die wesentlichere Konsequenz der Erbanlage angesehen werden, zumal auch hier die Heterozygoten von der Flugunfähigkeit betroffen sind.

c) Teilweise Dominanz.

In dem Abschnitt über die Mutante „roof" bei Drosophila melanogaster ist gezeigt worden, daß das Flügelmerkmal, d. h.

die abweichende Flügelhaltung, zu einem gewissen Teile auch bei heterozygoten $\frac{roof}{+}$-Fliegen zur Ausprägung kommt. Eine teilweise Dominanz des Faktors roof in diesem Sinne ist bei Drosophila simulans niemals beobachtet worden. Das Merkmal ist in bezug auf die Flügelhaltung vielmehr völlig rezessiv.

Dagegen ist die andere phänotypische Konsequenz der roof-Anlage, die Flugunfähigkeit, auch bei allen heterozygoten $\frac{roof}{+}$-Tieren gegeben. In bezug auf Flugunfähigkeit ist der Faktor roof daher dominant.

C. Lokalisation.

Die phänotypische Übereinstimmung mit der Mutante roof bei Drosophila melanogaster veranlaßte zunächst zu einer Prüfung, ob es sich um eine allelomorphe Anlage handeln könne. Die Spezies-Kreuzung mel. × sim. gelingt verhältnismäßig gut, wenn als Weibchen melanogaster-Tiere verwandt werden. Die aus dieser Kreuzung hervorgehenden Tiere sind ausnahmslos sterile Weibchen. Die Kreuzung ergab indessen keinen Hinweis darauf, daß die beiden roof-Anlagen Allele sein könnten, da keines der F_1-Tiere anormale Flügelhaltung aufwies. Daß die Tiere ausnahmslos nicht fliegen konnten, ist lediglich eine Konsequenz des dominanten Charakters der beiden roof-Anlagen in bezug auf Flugunfähigkeit.

Das gleiche negative Ergebnis ergab eine Prüfung mit der Mutante „hängende Flügel".

Zur Feststellung des Chromosoms, in dem die Anlage roof ihren Sitz hat, standen folgende Stämme zur Verfügung:

Für das erste Chromosom: white;

Für das zweite Chromosom: black polychaete spread plum;

Für das dritte Chromosom: sepia scarlet.

Die Prüfung mußte daher für jedes Chromosom gesondert durchgeführt werden. Dabei ergab sich für roof in bezug auf das erste und zweite Chromosom unabhängiger Erbgang, dagegen Koppelung in bezug auf das dritte Chromosom. Da dieses somit als Sitz für roof erwiesen war, so mußte für die weitere Untersuchung ein homozygoter Stamm der Konstitution se st rf (sepia scarlet roof) hergestellt werden.

Für die Lokalisation sollte dann die Kreuzung dienen:

$$♀ \frac{se\ st}{roof} \times ♂ \text{ se st roof.}$$

Die ersten Auszählungen ergaben für die aus dieser Kreuzung zu erwartenden acht Typen nun folgende Zahlen:

se st	roof	st	se roof	se st rf	+++	se	st roof	
10	116	54	90	9	37	103	5	424

Es ist ganz augenscheinlich, daß diese Zahlen die wirklichen Verhältnisse nicht wiedergeben können. Für eine so starke Diskrepanz in den Typen der gleichen Austauschart lassen sich keinerlei Gründe anführen. Es kann sich also nur um einen Fehler in der Klassifizierung handeln, und dieser ist in der Tat begründet in der Schwierigkeit, die kombinierte Augenfarbe se st von der einfachen Augenfarbe se mit Sicherheit zu unterscheiden. Der Faktor st (scarlet) bedingt zwar neben dem Scharlachrot der Augen auch eine Aufhellung der Ozellen, und dieser Umstand soll nach Sturtevant eine Klassifizierung von scarlet-Fliegen bei Gegenwart von se (sepia = braune Augenfarbe) möglich machen. Es muß indessen zugegeben werden, daß bei den vorliegenden Versuchen, offenbar infolge individueller Schwierigkeiten, eine sichere Trennung von se st und se nicht erreicht wurde.

Trotzdem können die gewonnenen Zahlen für eine erste Orientierung ausgewertet werden.

Bei Außerachtlassung von scarlet stellt sich die letzte Tabelle nämlich wie folgt dar:

se	roof	se roof	+++	
113	121	99	91	424

Hierbei wären die beiden letzten Rubriken, d. h. $99 + 91 = 190$ Tiere durch Austausch entstanden; der Faktor roof ist hiernach etwa 44 Einheiten von sepia entfernt. Da sepia beim Lokus 7 liegt, so kann roof nicht links von sepia liegen; vielmehr ist roof vermutlich etwa bei $7 + 44 = 51$ zu suchen. Wenngleich diese Ortsbestimmung nicht Anspruch auf große Genauigkeit erheben kann, so zwingt doch die vorletzte Tabelle bereits zu dem Schluß, daß roof nicht zwischen sepia und scarlet liegen

kann, daß die Reihenfolge der Gene vielmehr sein muß: sepia-scarlet-roof. Wenn roof nämlich zwischen sepia (7) und scarlet (42) liegen würde, so könnten die durch Doppelaustausch entstandenen Tiere maximal nur $\frac{(7-42)}{2} \cdot \frac{(7-42)}{2} \cdot \frac{1}{100}$, d. h. ungefähr 3% betragen. Demgegenüber steht die Tatsache, daß die gut klassifizierbaren Tiere von der Konstitution scarlet roof (st rf) nur mit etwa 1% (nämlich 5 unter 424) festgestellt wurden; daß also diese als durch Doppelaustausch entstanden angesehen werden müssen. Das deckt sich aber mit der, allerdings zunächst oberflächlichen, Lokalisation, die bei ausschließlicher Berücksichtigung von sepia den Lokus von roof bei 51, d. h. rechts von scarlet feststellt.

Zur Beseitigung der Schwierigkeiten, die die gleichzeitige Gegenwart der beiden Augenfarben sepia und scarlet mit sich bringt, wurde nun aus dem se st-Stamm ein homozygoter scarlet-Stamm herausgezüchtet. Das Ziel hierbei war, das Austauschverhältnis zwischen scarlet und roof zu ermitteln.

Aus der Kreuzung ♀ $\frac{\text{st}}{\text{roof}}$ × ♂ st roof ergaben sich nun in 7 Kulturen folgende Werte:

st	roof	st roof	+++	
750	715	142	176	1783

Die Tiere der beiden letzten Rubriken, nämlich 142 + 176 = 318, sind durch Austausch entstanden. Die Entfernung scarlet—roof ergibt sich also durch den Quotienten 31 800 : 1783 = 17,8.

Berücksichtigt man auch hier die Unsicherheit in der Klassifizierung der roof-Tiere und setzt in die Rechnung nur die Tiere ein, die das roof-Merkmal unverkennbar ausgebildet haben, so sind von den 715 + 142 = 857 zu berücksichtigenden Tieren 142 durch Austausch entstanden. Die Entfernung scarlet—roof errechnet sich daher aus dem Quotienten 14 200 : 857 = 16,6.

Weder der zuerst gefundene Wert 17,8, noch der Wert 16,6 kann in Anbetracht der Beschränktheit der zur Verfügung stehenden Mittel wie der schweren Klassifizierbarkeit der roof-Tiere auf Genauigkeit Anspruch erheben. Die Untersuchung muß sich daher damit begnügen, den Lokus von roof etwa

17 Einheiten rechts von scarlet (42) anzugeben. D. h.: Der Faktor „roof" liegt im dritten Chromosom beim Lokus ± 59.

Zusammenfassung.

I. „roof" bei Drosophila melanogaster.
Faktor im zweiten Chromosom beim Lokus 81,2, der
1. die Flügelhaltung,
2. die Flugfähigkeit
beeinflußt.

Die Flügelhaltung der homozygoten roof-Tiere schließt alle Übergänge ein von scharf abwärts gerichteter, dachförmiger Stellung bis zur extremen Aufwärtsstellung der Flügel. Die Aufwärtsstellung überwiegt, besonders bei zunehmendem Lebensalter.

Die Flugunfähigkeit erstreckt sich nicht nur auf alle Homozygoten, unbeschadet der Flügelhaltung, sondern auch auf die Heterozygoten von der Konstitution $\frac{roof}{+}$. In bezug auf Flugunfähigkeit ist die Anlage roof daher dominant. Bei den Heterozygoten kommt außerdem in höherem Lebensalter gelegentlich ein Absinken der Flügel zur roof-Haltung vor.

II. „hängende Flügel" = hg bei Drosophila melanogaster.
Faktor im dritten Chromosom beim Lokus ± 40,4, der
1. die Flügelhaltung,
2. die Flugfähigkeit
beeinflußt.

Die Flügelhaltung der homozygoten hg-Tiere schließt alle Übergänge von normaler Stellung der Flügel bis zum schlaffen Hängenlassen ein. Im Extrem schleifen die Flügel über die Unterlage dahin und können dann die Tiere derartig behindern, daß sie infolge Haftenbleibens an der Unterlage vorzeitig verenden. Eine Aufwärtsstellung der Flügel kommt nicht vor. Etwa vier Fünftel der hg-Fliegen sind flugunfähig. Heterozygote $\frac{hg}{+}$-Fliegen haben immer normale Flügelhaltung, sind aber ausnahmsweise flugunfähig.

III. „roof“ bei Drosophila simulans.

Faktor im dritten Chromosom beim Lokus ± 59, der

1. die Flügelhaltung,
2. die Flugfähigkeit

beeinflußt.

Die Flügelhaltung der homozygoten roof-Tiere ist das typische roof, d. h. schräg abwärts gestellte Flügel, so daß die Flügel ein Dach bilden. Die Flügelhaltung ist indessen etwas labil und erscheint oft als normal. Es finden sich aber auch hier alle Übergänge bis zur Aufrechtstellung der Flügel, die hier aber gegenüber der Abwärtsstellung zurücktritt. In bezug auf Flügelhaltung ist die Anlage völlig rezessiv.

Die Flugunfähigkeit erstreckt sich nicht nur auf alle Homozygoten, unbeschadet der Flügelhaltung, sondern auch auf alle Heterozygoten von der Konstitution $\frac{\text{roof}}{+}$. In bezug auf Flugunfähigkeit ist die Anlage roof daher dominant.

Literatur.

Morgan, Bridges and *Sturtevant:* The Genetics of Drosophila, 1925, Bibliographia Genetica.

A. H. Sturtevant: The Genetics of Drosophila simulans, 1929, Publication No. 399 of Carnegie Institution of Washington.

Lenore Ward: The Genetics of Curly Wing in Drosophila, Genetics 8: 1923.

Lebenslauf.

Nach Absolvierung der Friedrich-Werderschen Oberrealschule zu Berlin bezog ich Ostern 1906 die Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin, an der ich bis Michaelis 1911 Naturwissenschaften und Mathematik studierte.

Im Januar 1912 bestand ich in Berlin die Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen. Meine Lehrfächer sind Chemie, Botanik-Zoologie und Mathematik.

Am 1. Oktober 1913 trat ich beim Garde-Schützen-Bataillon als Einjährig-Freiwilliger ein und zog bei Kriegsausbruch als Oberjäger ins Feld. In der ersten Marne-Schlacht geriet ich in englische Gefangenschaft. In der ersten Hälfte des Jahres 1917 war ich dann in der Schweiz interniert. Dann wurde ich in die Heimat entlassen und kehrte August 1917, zunächst als Studienassessor, wieder in den Schuldienst zurück. Seit 1. April 1918 stehe ich als Studienrat im Dienste der Stadt Berlin.

Der Tag meiner Geburt ist der 21. März 1887, mein Geburtsort ist Meiningen.

Herrn Professor Dr. Nachtsheim bin ich für die Überlassung der beiden Mutanten „roof", Herrn Dr. Stern für die Überlassung der Mutante „hängende Flügel" zu besonderem Danke verpflichtet, dem ich auch an dieser Stelle nochmals gern Ausdruck gebe.